

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Marie Altmanová**

**Evoluce pohlavních chromozomů a karyotypů u leguánů  
(Squamata: Iguanidae sensu lato)**

**Evolution of sex chromosomes and karyotypes in iguanids  
(Squamata: Iguanidae sensu lato)**

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl PhD.

Praha, 2011

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 18.8. 2011

Podpis

**Poděkování:**

Velmi bych chtěla poděkovat svému školiteli doc. Lukášovi Kratochvílovi za trpělivost a ochotu při vedení mé bakalářské práce a svému přítelovi za nekonečnou podporu.

## Abstrakt

Leguáni jsou značně diverzifikovanou skupinou šupinatých plazů (Reptilia, Squamata). Ačkoliv existuje dostatek fylogenetických studií, vztahy mezi hlavními liniemi jsou stále nejasné. Z cytogenetického hlediska je skupina poměrně konzervativní a vysoká karyotypová diverzita se vyskytuje pouze u tří druhově bohatých rodů: *Anolis*, *Liolaemus* a *Sceloporus*. Diploidní počet se pohybuje mezi 19 a 48 chromozomy. Za ancestrální je považován karyotyp  $2n=36$ , s 12 makrochromozomy a 24 mikrochromozomy. Tvar makrochromozomů je převážně metacentrický, vzácněji se vyskytují akrocentrické či telocentrické chromozomy. Při přestavbách patrně dominují Robertsonovské přestavby, kdy počet ramének zůstává zachován. Byla zaznamenána nejen mezidruhová, ale i mezipopulační variabilita. Určení pohlaví se zdá být pro celou skupinu genotypické (GSD). Napříč skupinou pravděpodobně došlo několikrát nezávisle k diferenciaci pohlavních chromozomů. U 75 druhů z 219 karyotypovaných byly detekovány pohlavní chromozomy typu XX/XY nebo odvozený neopohlavní typ X 1X 1X 2X 2/X 1X 2Y. U jednoho druhu se vyskytl přechod z neopohlavních chromozomů zpět k typu XX/XY. Chromozom Y vykazuje morfologickou variabilitu ve velikosti i tvaru, od mikrochromozomu až po velký metacentrický makrochromozom. Homologii pohlavních chromozomů by bylo potřeba otestovat molekulárně-cytogenetickými metodami.

**Klíčová slova:** Iguanidae, leguáni, karyotyp, GSD, pohlavní chromozomy, XY, neopohlavní chromozomy

## Abstract

Iguanids are greatly diversified group of squamate reptiles (Reptilia, Squamata). Although there were many phylogenetical studies made, the relationships among main lineages are still unclear. In cytogenetical point of view is this group relatively conservative. In three species-rich genus only, the diversity of karyotypes is relatively considerable: *Anolis*, *Liolaemus* a *Sceloporus*. Diploid chromosome number varies between 19 and 48. Ancestral karyotype is defined as  $2n=36$ , with 12 macrochromosomes and 24 microchromosomes. Morphologically the macrochromosomes are mostly metacentric, rarely acrocentric or telocentric. In karyotype evolution Robertsonian rearrangements dominate apparently, where number of chromosome arms is preserved. Interspecific variability or variability between populations were observed. Sex seems to be determined by genotype for whole group (GSD). Across the group probably attended conditionally to multiple differentiation of sex chromosomes. In 75 of 219 caryotyped were detected XX/XY type of sex chromosomes or derived multiple sex system X 1X 1X 2X 2/X 1X 2Y. The transition from multiple sex chromosomes back to XX/XY type was observed in one species. Chromosome Y shows morphological variability in size and shape, from microchromosom to huge metacentric macrochromosom. Homology of sex chromosoms need to be tested by molecular-cytogenetical methods.

**Key words:** Iguanidae, iguanas, karyotype, GSD, sex chromosomes, XY, multiple sex chromosomes

## Obsah

Úvod .....	7
1. Obecná charakteristika skupiny .....	7
2. Systematika a fylogeneze skupiny .....	8
3. Determinace pohlaví a pohlavní chromozomy .....	9
4. Karyotyp .....	10
5. Charakteristika karyotypu a pohlavních chromozomů v rámci jednotlivých linií .....	11
5.1 Čeledi s konzervativním karyotypem .....	11
5.5 Monofyletická čeleď Phrynosomatidae .....	12
5.6 Polyfyletická skupina Polychrotidae .....	15
5.7 Polyfyletická skupina Tropiduridae .....	20
Závěr .....	24
Reference .....	25
*přejaté citace jsou označeny hvězdičkou .....	30

## Úvod

Leguáni jsou významnou skupinou plazů. Přestože slouží jako modelový organismus a u jako prvních plazů byla provedena celogenomová sekvence druhu *Anolis carolinensis*, jejich fylogeneze a historie karyotypu je nejasná

Cílem mé práce je shrnout dosavadní poznatky o karyotypu a pohlavních chromozomech a uvést je do fylogenetických souvislostí. Zejména se pokusím vysledovat trend v evoluci karyotypu a na základě dostupných dat posoudit, zda se pohlavní chromozomy u jednotlivých linií vyvinuly nezávisle či jsou homologní.

Touto problematikou bych se chtěla nadále zabývat i ve své diplomové práci, jejíž hlavní praktickou částí budou komparativní molekulárně-cytogenetické metody k posouzení homologie pohlavních chromozomů a dynamice karyotypové evoluce.

Práci jsem rozdělila na dvě části. První část shrnuje obecnější informace pro celou skupinu leguánů. Týká ze zejména obecné charakteristiky čeledi Iguanidae (kapitola 2.); fylogenetických vztahů uvnitř skupiny (kapitola 3.); determinaci pohlaví, vzniku a typů pohlavních chromozomů s přihlédnutím na evoluci a ancestrální typ u leguánů (kapitola 4.); karyotypů a mechanismu jejich přestaveb (kapitola 5.). Ve druhé části se již věnuji jednotlivým liniím uvnitř skupiny a jejich charakteristikám. Součástí práce je fylogenetická analýza distribuce karyotypu a pohlavních chromozomů s kladogramem v příloze.

## 1. Obecná charakteristika skupiny

Leguáni (Iguanidae s.l.) jsou vysoce diverzifikovanou skupinou ještěřů zahrnující přibližně 900 druhů (Pough et al., 2004). Společně s Agamidae a Chamaeleonidae (souhrnně Acrodonta) tvoří monofyletickou skupinu Iguania (Townsend et al., 2004). Leguáni obývají hlavně tropické a subtropické oblasti Nového světa včetně přilehlých ostrovů (např. Antily či Galapágy), ale některé linie obývají i Madagaskar či tichomořské ostrovy Tonga a Fidži, čímž se liší od skupiny Acrodonta, která obývají primárně Starý svět (Pough et al., 2004). Od své sesterské skupiny zahrnující agamy a chameleony se odštěpili přibližně před 200 milióny let (Okajima & Kumazawa, 2008). Předpokládá se, že ke geografickému rozdělení skupin Pleurodonta a Acrodonta mohlo dojít nejen díky pohybu kontinentů, ale například i úspěšnější kompeticí agam vůči leguánům na společných refugiích v Africe nebo Indii (Okajima & Kumazawa, 2008). Leguáni se vyznačují velkou morfologickou variabilitou a velmi variabilní jsou i podmínky, v nichž žijí. Nalezneme je ve stromovém podrostu deštných lesů, horkém klimatu pouští, u mořského pobřeží, ale i v horských oblastech s občasnou pokrývkou

sněhu (Goldberg & Bursey, 1990; Wikelski & Wredge, 2000; Langstroth, 2011). Některé druhy žijí synantropně. Potravu přijímají živočišnou i rostlinnou, nechybí ani potravní specialisté – např. myrmekofilní (Newbold & MacMahon, 2009). U leguánů je často nápadný pohlavní dimorfismus – samci mívají různé hřebeny, hrdelní laloky, zvětšené femorální póry, přítomné postnatální šupiny, pestřejší zbarvení atp. Leguáni jsou gonochoristé a rozmnožují se oviparně i viviparně (Schulte & Moreno-Roark, 2010).

## 2. Systematika a fylogeneze skupiny

Fylogenetické vztahy mezi jednotlivým liniemi leguánů jsou nejasné, a proto bývají někdy považovány za samostatné čeledi.

Zprvu se využívalo klasické fylogenetické systematiky, kde data tvořily převážně morfologické znaky. Tyto analýzy mohou být problematické, jelikož se do nich promítá subjektivní hodnocení taxonoma při vybírání, kódování a hodnocení znaků. Starší kladogramy založené pouze na morfologických znacích jsou často v rozporu s molekulárními analýzami a oba přístupy se potýkají s problematikou přitahování dlouhých větví (Long-branch attraction) (Wiens & Hollingsworth, 2000).

První kladogramy čeledi Iguanidae, založené na morfologických znacích, představují skupinu Iguanidae jako parafyletickou (Frost & Etheridge, 1989), zahrnující monofyletické Agamidae i Chamaeleonidae. To bylo způsobeno homoplazickou přítomností lingválních retikulárních papil u skupiny Acrodonta a rodu *Anolis* (Frost & Etheridge, 1989). Zároveň byli leguánovití rozděleni do osmi čeledí: Corytophanidae, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae, Tropicuridae (zahrnující podčeledi Liolaeminae, Leiocephalinae, Tropicurinae).

Jinak dopadl kladogram s použitím sekvence mitochondriální DNA (Macey, 1997), který skupinu Iguanidae vyhodnotil jako monofyletickou, čeledi hodnotil jako podčeledi a silně potvrdil příbuznost rodů *Gambelia* a *Crotaphytus*.

Schulte et al. (1998) opět sestavili kladogramy s použitím mitochondriálních DNA sekvencí a ověřovali monofyletičnost čtyř kladů: Crotaphytinae, Phrynosomatinae, Iguaninae a Tropicurinae. U Crotaphytinae a Phrynosomatinae podpořili monofylii. Podčeleď Iguaninae byla podložena všemi vygenerovanými kladogramy, ale měla slabou podporu. Monofylum Tropicurinae bylo podloženo pouze morfologickými daty, kombinovaná data s molekulárními prokázala polytomii, a proto byla podčeleď označena jako metataxon.



Schulte et al. (2003) kombinací nových mitochondriálních sekvencí a morfologických dat vyšetřili všech osm podčeledí. Pouze u Polychrotinae a Tropidurinae nebyla statisticky prokázána monofyletičnost a byly označeny jako metataxa.

Jeden z nejnovějších kladogramů (Schulte & Cartwright, 2009), vzniklý za použití nového markeru *TSHZ1* v kombinaci se sekvencí *RAG1*, vyhodnotil čeleď Iguanidae jako monofylum a 12 linií jako podčeledí, ale vzájemné vztahy mezi liniemi nejsou příliš podpořené. Analýza podporuje monofyla rodů *Chalarodon* a *Pristidactylus* a bazální polohu rodu *Leiocephalus* vůči ostatním leguánům. Podčeledi Corytophanidae, Crotaphytinae, Hoplocercinae, Iguaninae a Oplurinae zůstaly jako monofyla. K rozštěpení došlo u metataxonů Tropidurinae (podčeledi Leiocephalinae, Liolaeminae a Tropidurinae tedy tvoří podle této práce monofylum) a Polychrotinae (rody *Anolis*, *Polychrus* a *Morunasaurus*, tradičně řazené do čeledi Polychrotidae nejsou podle této práce nijak zvlášť příbuzné).

Ve své práci vycházím pro fylogenetickou analýzu karyotypů leguánů z kladogramu od Schulteho & Moreno-Roarka (2010). Tato studie byla vypracována v návaznosti na předešlý Schulteho kladogram z roku 2003 opět s využitím mitochondriálních sekvencí a velkého počtu druhů zastupujících všechny linie. Kladogram jsem mírně upravila – do linie leguánů *sensu stricto* jsem zařadila i další druhy, u nichž byl popsán karyotyp. Jedná se o rody *Conolophus*, *Ctenosaura*, *Cyclura*, *Iguana* a rozšíření rodu *Sauromalus* o další druhy (předpokládám monofylii čeledi Iguanidae). U rodů *Anolis* a *Sceloporus* jsem implementovala kladogramy z jiných prací. Rozhodla jsem se tak zejména kvůli lépe rozřešeným fylogenetickým vztahům uvnitř linií a pro rozšíření kladů o další druhy, což poskytuje komplexní náhled na změny v karyotypu a tedy i jeho evoluci. Fylogeneze rodu *Anolis* byla upravena podle studie Nicholsona et al. (2005). Rod *Sceloporus* byl upraven podle kladogramu v práci popisující evoluci karyotypu v tomto rodě (Leaché & Sites, 2009).

Otázka vztahů mezi vnitřními skupinami čeledi Iguanidae tak zůstává stále nezodpovězena. Přínosem by mohlo být právě vyšetření karyotypů, jejich přestaveb a pohlavních chromozomů a uvedením do fylogenetických souvislostí.

### **3. Determinace pohlaví a pohlavní chromozomy**

U plazů nalezneme vysokou variabilitu mechanismů určení pohlaví: jednotlivé druhy mají teplotně-určené pohlaví (TSD), genotypicky-určené pohlaví (GSD) s heterogametickými samci či samicemi i interakci TSD-GSD (Ezaz et al., 2010).

Část autorů považuje TSD, u kterého chybějí pohlavní chromozomy, za evolučně původní u plazů (Pokorná & Kratochvíl, 2008). GSD znamená existenci pohlavně-specifických genomů, tedy pohlavních chromozomů definovaných přítomností pohlaví určujících genů. Z vyrovnaného poměru pohlaví při různých teplotách se dá usuzovat na GSD i pokud nejsou odhaleny pohlavní chromozomy (mohou být málo diferencované a obtížně identifikovatelné).

Pohlavní chromozomy typu XX/XY či ZZ/ZW se většinou vyvinuly z páru autosomů získáním genů determinujících pohlaví. Předpokládá se, že k jejich další diferenciaci došlo navázáním pohlavně-specifických genů vedoucích k supresi rekombinace v oblasti u genů determinujících pohlaví a následnou postupnou degenerací nepárového pohlavního chromozomu (Y,W). Mechanismy diferenciacie, které způsobují heteromorfii páru, jsou například pericentrické a paracentrické inverze, centrické fúze, nahromadění repetice, či translokace mezi autosomálním a pohlavním chromozomem (Ezaz et al., 2010). Přestože, pohlavní chromozom degeneruje vinou suprese rekombinace a většinou tak zmenší svou velikost, jsou výjimky, kdy může být naopak větší než autozom, neboť dochází k amplifikaci repetitivních sekvencí. Někdy základní typ pohlavních chromozomů (XY,ZW) může kvůli fúzím s párem autozomů přecházet k systému neopohlavních chromozomů. Při časně diferenciaci jsou pohlavní chromozomy homomorfní a nelze je detekovat cytogenetickými metodami. Více diferencované pohlavní chromozomy lze detekovat například komparativní genomovou hybridizací (Ezaz, 2005) či základními barvením Giemsou či pruhováním (C-,G-pruhování).

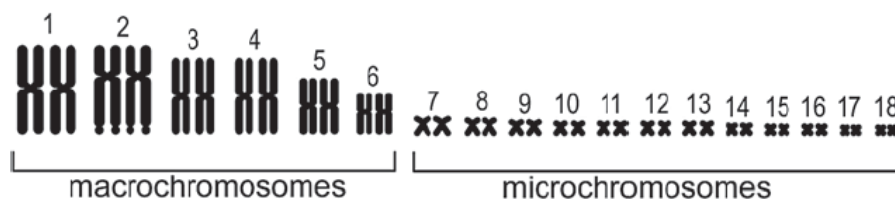
Skupina Iguanidae má určené pohlaví pravděpodobně genotypicky se systémem pohlavních chromozomů XY/XX a nebo odvozenými neopohlavními chromozomy. U více než poloviny karyotypovaných druhů nebyly pohlavní chromozomy detekovány (viz kapitola 5). Předpokládáme, že u ostatních druhů pohlavní chromozomy nebyly objeveny právě pro jejich homomorfii a vyšetřením méně citlivou metodou – nejvíce publikovaných dat pochází z období od poloviny minulého století do 90. let.

#### **4. Karyotyp**

První karyotypovaný leguán byl *Anolis carolinensis*, jehož karyotyp publikoval Matthey v roce 1931 (Gorman et al. 1967). Karyotyp leguánovitých se skládá z makrochromozomů a mikrochromozomů. Jako ancestrální byl odhadnut karyotyp s celkovým počtem diploidní sady  $2n=36$  (Gorman et al., 1967; Hall, 1973 a další). Tento karyotyp, byl stanoven jako nejběžnější ve skupině. Je hojně rozšířen u Akrodont a nalezneme jej i u

zástupců dalších čeledí šupinatých plazů, jako jsou například Anguidae, Teiidae a Cordylidae (Hass et al., 1992). Prvních šest párů je metacentrických (nomenklatura chromozomů dle polohy centromery podle Levan et al., 1964), případně submetacentrických makrochromozomů, které mohou být stejně velké nebo se postupně zmenšovat. Na druhém páru je přítomná sekundární konstriktce s organizátorem jadérka (NOR – Nucleolus Organizer Region) (Pinna-Senn et al., 1987; Leaché & Sites, 2009), která bohužel není většinou patrná při standardním barvení Giemsou, a proto řada karyotypů takto vyšetřených tento jev nepodporuje. Dalších dvanáct párů jsou mikrochromozomy. O vzniku mikrochromozomů, jejich evoluci a genomice se toho ví velmi málo (Olmo, 2008). Celkový počet ramének je tedy 48.

Během fylogeneze skupiny docházelo k nejrozličnějším přestavbám v karyotypu. Mezi nejčastější mechanismy patří Robertsonovské translokace nebo-li centrální fúze chromozomů, při kterých nedochází ke změně celkového počtu ramének; transpozice; centrické štěpení; duplikace či delece.



**Obr. 1:** Pravděpodobně ancestrální karyotyp leguánů. Na druhém páru je přítomná sekundární konstriktce se satelity. Převzato z Leaché & Sites (2009).

## 5. Charakteristika karyotypu a pohlavních chromozomů v rámci jednotlivých linií

Pro účely této práce jsem z dostupných dat vytvořila dataset, ze kterého bylo zjištěno, že pohlavní chromozomy již byly popsány u 75 druhů z celkových 219 karyotypovaných druhů.

Ve své práci jsem ponechala rozdělení podle dříve používaných čeledí, neboť jsou v povědomí zažitá a usnadňují orientaci ve fylogenezi. Karyotyp často zapisují jako (36, 12M+24m). První číslo uvádí diploidní počet chromozomů. Zkratka *M* znamená makrochromozom a analogicky *m* značí počet mikrochromozomů.

### 5.1 Čeledi s konzervativním karyotypem

Monofyletické linie **Corytophanidae**, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae sensu stricto a Opluridae zastávají patrně primitivní leguánní karyotyp  $2n = 36, 12M+24m$  (viz

obr.1). Výjimku tvoří druh *Iguana Iguana* u něhož byla popsána rasa s o jedním párem mikrochromozomů méně (Pokorná, nepublikováno).

### 5.5 Monofyletická čeleď Phrynosomatidae

Čeleď Phrynosomatidae je kontroverzní. Štěpí se na dva klady, přičemž první je typický méně odvozeným a uniformním karyotypem, druhý klad reprezentovaný druhově bohatým rodem *Sceloporus* je naopak velice variabilní v počtu i morfologii chromozomů a značná část karyotypovaných druhů má detekované pohlavní chromozomy.

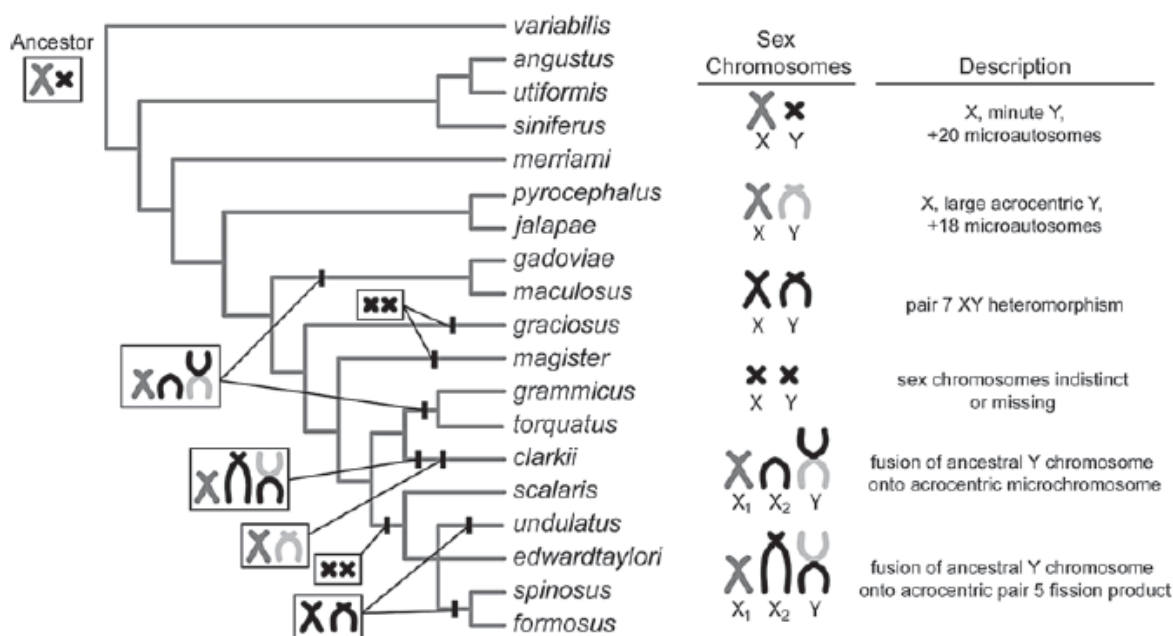
Společný předek této čeledi patrně utpěl ztrátu 2 mikrochromozomů z původního ancestrálního karyotypu, což je patrné na počtu ramének - pouze 46 a na diploidním počtu chromozomů  $2n=34$ . Tento karyotyp zastává první klad s rody *Uta* (Pennock et al., 1969), *Petrosaurus* (Gorman et al., 1969; Porter et al., 1994), *Urosaurus* (Porter et al., 1994; CHROMOREP), *Uma* (Gorman et al., 1967; Gorman et al., 1969; Král, 1969; Porter et al., 1994), *Callisaurus* (Gorman et al., 1969; Porter et al., 1994), *Cophosaurus* (Painter, 1921), *Holbrookia* (Paull et al., 1976; Porter et al., 1994) a *Phrynosoma* (Cavazos, 1951; Gorman et al., 1969; Robinson in Gorman, 1973), zároveň u nich nebyla popsána přítomnost pohlavních chromozomů.

U dalších dvou druhů se stejným karyotypem byly pohlavní chromozomy popsány. *Uta stansburiana stansburiana* má pohlavní chromozomy typu XY/XX představované nejmenším párem mikrochromozomů, kde Y-chromozom je malý a *Uma inornata*, u které byly publikovány neopohlavní chromozomy  $X_1X_2Y/X_1X_1X_2X_2$  (Král, 1969) a zároveň  $2n=33$ . Král se domnívá, že nepárový akrocentrický mikrochromozom by mohl být neopohlavní chromozom Y. Tato hypotéza má však několik nedostatků. Karyotypování byli pouze samci, tudíž chromozomy  $X_1$  a  $X_2$  nejsou popsány, na snímcích diakineze nejsou ani patrné trivalenty charakteristické pro přítomnost  $X_1X_2Y$  a žádný z blízce příbuzných rodů nemá ve svém karyotypu detekované pohlavní chromozomy. Vzhledem k tomu, že pohlavní chromozomy se objevují několikrát nezávisle napříč celými leguány, není adekvátní jejich přítomnost zcela zavrhnout, ale jistě by bylo vhodné karyotyp znovu vyšetřit.

Zvláštním případem je druh *Phrynosoma cornutum*, který má standardní karyotyp ( $2n=36$ , 12M+24m) (Cavazos et al., 1951). Objevení ancestrálního karyotypu mezi odvozenými je neobvyklé, a tak Gorman (1969) vyslovil několik hypotéz, proč by tomu tak mohlo být. Zvažoval, zda jsou Phrynosomy opravdu příbuzné s ostatními Phrynosomatidy, což morfologie silně potvrzuje. Dále hodnotil, zda nemohl být ancestrální karyotyp pro tuto

skupinu 12M+24m, ale toto se zdá být nepravděpodobné, neboť by se karyotyp 12M+22m musel vyvinout mnohokrát nezávisle. Dospěl tedy k závěru, že při oddělení druhu *P.cornutum* pravděpodobně došlo pouze k centrickému dělení páru mikrochromozomů. V tomto případě by bylo vhodné hypotézu testovat molekulárně-cytogenetickými metodami, které by mohli pomoci odhalit, zda předpokládaný ancestrální karyotyp a karyotyp druhu *P.cornutum* jsou homologické.

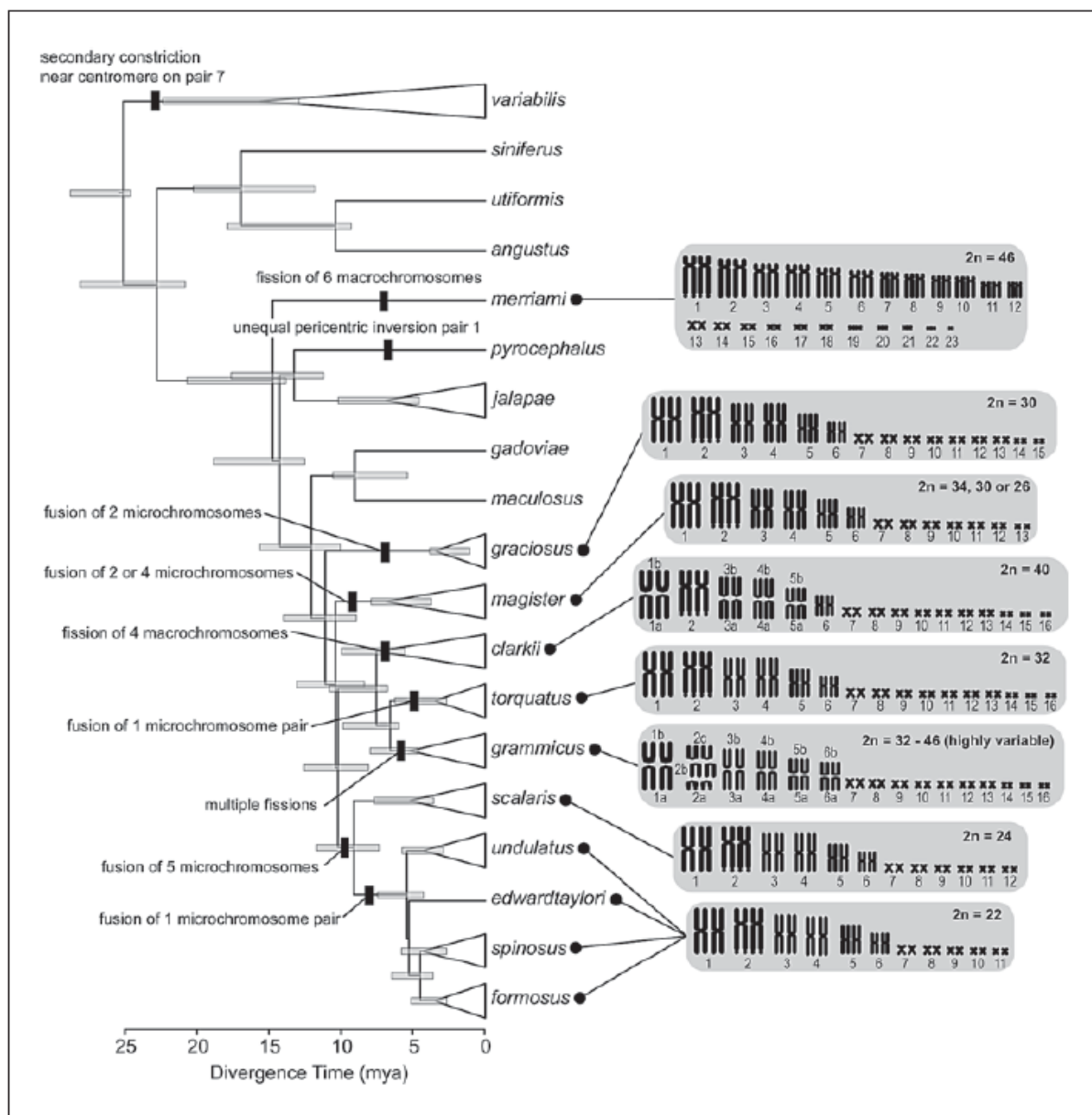
Mimořádnou variabilitou v počtu a morfologii chromozomů oplývá rod **Sceloporus**. Diploidní počty se pohybují mezi 22 až 46 chromozomy a nalezneme zde původní XY/XX typ pohlavního určení i neopohlavní chromozomy  $X_1X_2Y/X_1X_1X_2X_2$ .



**Obr. 2:** Typy a evoluce pohlavních chromozomů u rodu *Sceloporus*. Stejný odstín chromozomů předpokládá homologie – neopohlavní chromozomy se zřejmě vyvinuly nezávisle na sobě třikrát. Hypotézu s ancestrálním XY systémem a malým Y, vyslovil již dříve Hall (1973). U skupin *S.graciosus*, *S.magister*, *S.scalar*is a *S.edwardtaylori* nebyly detekovány pohlavní chromozomy standartním Giemsovo barvením. Patrně se ale jedná o homomorfní pohlavní chromozomy typu XY, neboť napříč rodem *Sceloporus* nebyl zaznamenán případ enviromentálně určeného pohlaví.

Během své speciace rod *Sceloporus* pravděpodobně prošel velmi rychlou radiací (Wiens & Reeder, 1997). Hall (1973) předpokládá, že tím prvním hlavním motorem tohoto jevu mohly být právě změny v diploidním počtu chromozomů. Nejnovější kladogram rodu *Sceloporus* byl vytvořen podle molekulárních dat s analýzou karyotypů. Druhy s podobným karyotypem byly

zařazeny do stejných skupin (Leaché & Sites, 2009). Jak jsem zmínila výše, původním karyotypem společným pro celou čeleď Phrynosomatidae je 12M+22m.



**Obr. 3:** Evoluce karyotypu u rodu *Sceloporus* s odhadem času divergence skupin a mechanismy podílejících se na změně v karyotypu. U druhů nacházející se u báze a u nichž není vysvětlující rámeček s karyotypem, je zastoupen standartní karyotyp Phrynosomatidae (36, 12M+24m). Je patrné, že v evoluci karyotypu tohoto druhu byly četnější centrické fúze než štěpení chromozomů, a tak má diploidní počet klesající trend. Výjimku tvoří druh *S.merriami*, skupina reprezentovaná druhem *S.clarkii* a komplex chromozomálních ras *S.grammicus*, které prodělaly kaskádu štěpení v karyotypu. Převzato z Leaché & Sites (2009).

## 5.6 Polyfyletická skupina Polychrotidae

Do první linie a sice rodu **Polychrus** byly zahrnuty dva druhy: *P.acutirostris* a *P.marmoratus*. *P.acutirostris* má nejméně chromozomů z popsáných karyotypů u leguánů. Samčí diploidní sadu tvoří 8 metacentrických, 2 submetacentrické a 6 subtelocentrických makrochromozomů a 3 mikrochromozomy, tvořených 29 raménky (samice má o 1 mikrochromozom více a tudíž i 1 raménko navíc). Mezi makro a mikrochromozomy je nápadný velikostní rozdíl. Peccinini et al. (1970) detekovali pohlavní chromozomy u tohoto druhu jako trivalent v samčí meióze, což většinou signalizuje neopohlavní chromozomy  $X_1X_2Y/X_1X_1X_2X_2$ . Při podrobnějším prozkoumání je patrné, že trivalent je tvořen jedním mikrochromozomem a 2 makrochromozomy podobné velikosti, které jsou zřejmě homologické vzhledem k jejich párování po celé délce. S přihlédnutím k faktu, že mikrochromozom je pravděpodobně jeden z X, neboť samičí karyotyp ho má dvakrát, lze mít za to, že Y a druhý X jsou tvořeny homologickým párem makrochromozomů, které nelze standardním barvením rozlišit. Mechanismus vzniku je možno podložit hypotézou, že původní Y chromozom systému pohlaví XY/XX byl recipročně translokován na jeden z páru autozomů (u druhého produktu translokace pravděpodobně došlo ke ztrátě). Tak vznikl neopohlavní chromozom Y a druhý z páru autozomů se stal neopohlavním chromozomem  $X_2$ . Tudíž mikrochromozom v trivalentu je pravděpodobně původní pohlavní chromozom X – nyní jako  $X_1$ . K homomorfii Y s X může dojít, pokud je při reciproční translokaci druhý element ztracen, aniž by to bylo pro jedince letální. Tato podmínka je nejsnáze splněna, když se vyměňuje malý úsek jako v případě silně degenerovaného Y.

Oproti tomu *P.marmoratus* má 20 akrocentrických makrochromozomů velikostně plynule přecházejících do 9 mikrochromozomů, tedy součet ramének je opět 29 (Gorman et al., 1967). U tohoto druhu byly detekovány neopohlavní chromozomy  $X_1X_2Y/X_1X_1X_2X_2$ . Zvláštní je Y-chromozom, který je jako jediný makrochromozom submetacentrický – pravděpodobně vznikl centrickou fúzí původního Y s autozomem.  $X_1$  je tvořen akrocentrickým makrochromozomem a  $X_2$  mikrochromozomem. Společný předek *P.marmoratus* a *P.acutirostris* měl pravděpodobně typ pohlavních chromozomů XY/XX a karyotyp podobný druhu *P.acutirostris*. Ve speciaci směrem k *P.marmoratus* došlo zřejmě k Robertsonovo štěpení metacentrických makrochromozomů (1. ,3. ,6. ,7. a 8.pár), čímž se zvýšil samčí diploidní počet chromozomů na 29. Tuto teorii podporuje zachovaný shodný počet ramének u obou druhů.

Druhá linie dřívější čeledi Polychrotidae je zastoupena pravděpodobným ancestrálním karyotypem ( $2n=36$ ,  $12M+24m$ ) u druhů *Enyalius bilineatus* a *Anisolepis grilli*. *Pristidactylus achalensis* je též v karyotypu standartní, ale první pár mikrochromozomů bývá heteromorfní (Gorman et al., 1967; Pinna-Senn et al., 1987). Jelikož Gorman karyotypoval pouze jeden exemplář – samce, domníval se, že by se mohlo jednat o pohlavní chromozomy typu XY. Pinna-Senn et al. (1987) vyšetřili 39 vzorků a heteromorfii popsali jako nezávislou na pohlaví, navíc nevyskytující se vždy. Přítomnost připisuje delecím nebo duplikacím. Pohlavní chromozomy nebyly nalezeny. Detekovala však jiný zajímavý fenomén – většina vzorků obsahovala sekundární konstrikci s NORem na druhém metacentrickém páru. Tento jev je zřejmě ancestrálním stavem leguánů (Leaché & Sites, 2009).



**Obr. 4:** Karyotyp samice druhu *Pristidactylus achalensis*. Šípky ukazují na sekundární konstrikci na druhém metacentrickém páru a na první mikrochromozomální pár s patrnou velikostní heteromorfii. Přímka představuje 10 µm. Převzato z Pinna-Senn et al. (1987).

Třetí a zároveň poslední linií tradiční čeledi Polychrotidae je rod *Anolis*. Anolisi patří mezi velmi studovaný rod leguánů. *A. carolinensis* slouží jako modelový organismus a jako první z plazů byl celogenomově osekvenován v National Human Genome Research (zatím nepublikováno).

V rámci rodu **Anolis** lze detekovat fylogenetický signál v distribuci karyotypů. Ancestrální karyotyp pro tuto skupinu je shodný se standardním leguáním. V prvním i druhém kladu však už můžeme najít lehce odvozený karyotyp modifikovaný ztrátou či pravděpodobněji fúzí páru mikrochromozomů,  $2n=34$ ,  $12M+22m$ . Tyto dva karyotypy reprezentují prvních pět kladů a vymykají se pouze dva druhy – *A. monticola* ( $2n=48$ ) a *A. insolitus* ( $2n=44$ ). U žádného druhu z těchto kladů nebyly detekovány pohlavní chromozomy. Druhem *A. monticola* se zabýval Webster et al. (1972), přesněji přímo změnami v jeho karyotypu. V té době se z Robertsonovských přestaveb silně upřednostňovala teorie fúze chromozomů a možnost štěpení byla zatracována z důvodu pochybností o rozdělení centromery. Přijetí této teorie by znamenalo, že karyotyp druhu *A. monticola* by v rámci anolisů (a nejen jich) byl považován za primitivnější než karyotyp s  $2n=36$ . Jak Webster et al.



(1972) správně poukázali, karyotyp s  $2n=36$  by se musel mnohokrát nezávisle vyvinout a pokaždé se stejnou morfologií chromozomů, jakou známe u standardního leguánního karyotypu. To je samozřejmě velmi nepravděpodobné. Naopak při procesu štěpení v karyotypu vždy vznikají karyotypy druhově odlišné svou morfologií chromozomů. *A. aeneus*, *A. roquet roquet*, *A. vermiculatus* mají lehce odvozený karyotyp vyznačující se snížením počtu chromozomů o 1 pár mikrochromozomů.

Následují dva klady rodu *Anolis* jsou typické přítomností neopohlavních chromozomů. Samčí diploidní počet kolísá mezi 27, 29, 31 a 33 chromozomy (samice mají vždy o 1 mikrochromozom více).

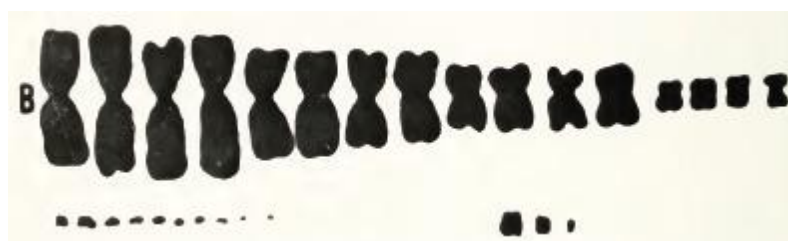
První klad (*A. wattsi* až *A. sabanus*) vykazuje stejný karyotyp kromě *A. oculatus*. Karyotyp je velmi odvozený, sestavený z 8 velkých a 4 menších metacentrických chromozomů, 6 akrocentrických chromozomů, 10 mikrochromozomů a  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$ ,  $2n=29/30$ . Chromozom Y je přibližně stejně veliký jako nejmenší pár metacentrických makrochromozomů, a proto jsem ho do své databáze zahrnula jako makrochromozom. Bohužel mechanismus vzniku 6 makrochromozomů, o které je tento karyotyp navýšen, nebyl zatím prozkoumán. U společného předka této linie (původně  $2n=36$ , 12M+24m) zřejmě došlo k fúzi 6 párů mikrochromozomů z původních 12 párů, což dalo vzniknout 6 akrocentrickým chromozomům. Karyotyp druhu *A. oculatus* (viz obr.5) je ještě odvozenější, neboť u již tak odvozeného karyotypu došlo ke štěpení jednoho páru metacentrických chromozomů za vzniku 4 telocentrických chromozomů a počet diploidní sady je tedy 31 u samce (32 u samice).



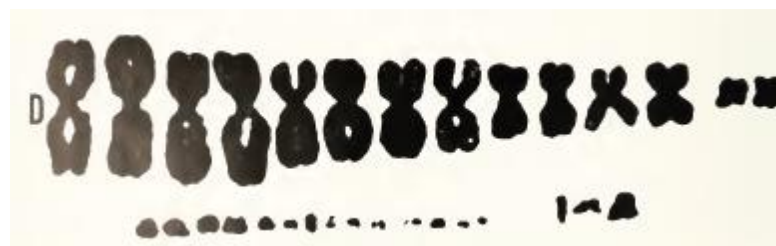
**Obr. 5:** Odvozený karyotyp druhu *A. oculatus* se 4 telocentrickými makrochromozomy vzniklými štěpením metacentrického páru a neopohlavními chromozomy. Nápadný je poměrně veliký metacentrický chromozom Y. Převzato z Gorman & Atkins (1967).

U druhého kladu (*A. distichus* až *A. dechensis*) je pravděpodobně původní stejný počet chromozomů jako v prvním kladu ( $2n=30/29$ ), ale karyotyp je tvořen 16 metacentrickými

plynule se zmenšujícími makrochromozomy a 13 nebo 14 mikrochromozomy, neopohlavní chromozomy jsou přítomny. K odvození karyotypu zřejmě mohlo dojít u společného předka prvního a druhého kladu ( $2n=36$ ,  $12M+24m$ ) centrickou fúzí 4 párů mikrochromozomů za vzniku 2 párů malých metacentrických makrochromozomů a následně (nebo předtím) ztrátě 2 mikrochromozomů. Vyskytují se tu však druhy, které mají tendenci svůj počet chromozomů zvyšovat (*A. acutus*  $2n=31/32$ , *A. distichus* a *A. brevirostris*  $2n=33/34$ ) či snižovat (*A. scriptus*, *A. cristatellus* a *A. desenchis*  $2n=27/28$ ).



**Obr. 6:** Samčí karyotyp druhu *A. pulchellus*  $16M+10m+X_1X_2Y$ . Převzato z Gorman & Atkins (1969).



**Obr. 7:** Samčí karyotyp druhu *A. acutus*  $14M+14m+X_1X_2Y$ . Převzato z Gorman & Atkins (1969).

Výjimku tvoří druh *A. evermanni*, který má pohlavní chromozomy XY, ačkoliv původním systémem v linii jsou neopohlavní chromozomy  $X_1X_2Y$ . Předpokládám, že jako translokace mezi pohlavním párem chromozomů  $XX/XY$  s párem autosomů může dát vzniknout neopohlavním chromozomům, tak další translokace mezi  $X_1$  a  $X_2$  může vést k  $XX/XY$ . Tento sled translokací snižuje počet chromozomů ( $2n$ ) o dva. Dále zřejmě dochází k fúzi 2 mikrochromozomů. Tudíž u druhu *A. evermanni* ( $2n=26$ ) je diploidní počet chromozomů menší o 4 vůči sesterskému *A. stratulus* ( $2n=30$ ).



**Obr. 9:** Karyotyp druhu *A. evermanni* ( $14M+10m+XY$ ). Převzato z Gorman & Atkins (1969).

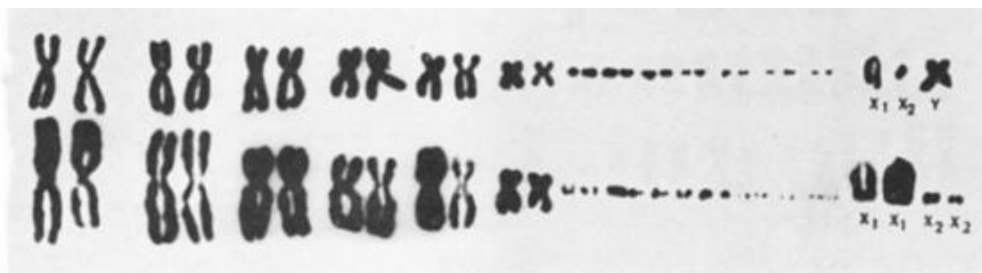
Kontroverzním případem je druh *Anolis sagrei*, který je řazený do druhého kladu, ale svým karyotypem bych ho spíše řadila ke kladu prvnímu (viz obr.10). Též má 12 metacentrických chromozomů a 6 akrocentrických, ale na rozdíl od ostatních druhů má o 1 mikrochromozom méně, což může být způsobeno fúzí s dalším chromozomem. Bylo by vhodné ověřit vztahy pomocí vyšetření karyotypů molekulárně-cytogenetickými metodami.



**Obr. 10:** Samčí karyotyp druhu *Anolis sagrei*. V karyotypu je nápadných 6 submetacentrických chromozomů, které připomínají první klad anolisů. Převzato z De Smet (1981).

Nejvzdálenější klad (*A. rubribarbus* až *A. tropidogaster*), dříve také označovaný jako část rodu *Norops*, nebo jako skupina  $\beta$ -anolisů, je zajímavý absencí detekovaných pohlavních chromozomů. Naskytuje se několik možností, proč by tomu tak mohlo být. Dediferenciace pohlavních chromozomů se zdá málo pravděpodobná. Špatnou topologii skupiny v kladogramu nemůžeme vyloučit, ale vzhledem k odvozenému karyotypu je to také méně pravděpodobné. Pohlavní chromozomy nebyly s největší pravděpodobností detekovány z důvodu jejich ancestrální homomorfie, tato možnost je částečně podložena přítomností pohlavních chromozomů u čtyř druhů. *A. sagrei* a *A. biporcatus* reprezentují neopohlavní chromozomy a *A. conspersus* a *A. onca* pohlavní chromozomy typu XX/XY. Podle kladogramu se jedná o čtyři nezávislé události diference pohlavních chromozomů. Karyotyp skupiny patrně prodělal rozštěpení jednoho páru metacentrických makrochromozomů, produkty štěpení se zabudovaly jako 2 mikrochromozomy a jejich zbytek splynul s ostatními chromozomy. Tahle představa by odpovídala karyotypu, který je ve skupině nejvíce zastoupen, složeného z 14 metacentrických makrochromozomů a 16 mikrochromozomů.

Linie odštěpující ve skupině *Norops* jako první, zastoupená druhy *A. rubribarbus*, *A. homolechis*, *A. mestrei* a *A. quadriocellifer*, měla pravděpodobně společného předka, u něhož došlo k fúzi 2 mikrochromozomů a snížení diploidního počtu na 28 chromozomů.



**Obr. 11:** Karyotyp druhu *A. biporcatus*, obě pohlaví (samec nahoře),  $2n=29/30$ . Neopohlavní chromozomy pravděpodobně vznikly splynutím s autosomálními makrochromozomy. Převzato z Gorman & Atkins (1966).

Poslední linie rodu *Anolis* (*A. tropidonotus* až *A. tropidogaster*) zastává velmi neobvyklý karyotyp s diploidní sadou 40 chromozomů, morfologicky rozlišených na 24 makrochromozomů a 16 mikrochromozomů (Gorman 1967 in Gorman, 1973). Bohužel snímky těchto karyotypů Gorman nepublikoval a karyotypy uvedl pouze ve své disertační práci z roku 1967 bez dalšího komentáře.

### 5.7 Polyfyletická skupina Tropiduridae

Rod *Leiocephalus* byl dříve řazen mezi čeleď Tropiduridae a v práci je zastoupen 3 druhy. Karyotyp je konzervativní v počtu 12 metacentrických makrochromozomů, ale počet mikrochromozomů se liší. *L. carinatus* jich má 22 (Porter et al., 1989), *L. raviceps* 18 (Porter et al., 1989), *L. schreibersi* 24 (Gorman, 1967). Porter (1989) zároveň popisuje výskyt XX/XY systému chromozomového určení pohlaví u *L. raviceps*. Velmi malé pohlavní chromozomy XY pozoroval v diakinesi jako bivalenty tvořené menším Y a větším X mikrochromozomem. Jelikož heteromorfie páru pohlavních chromozomů je nepatrná, nabízí se možnost, že u ostatních dvou druhů byly přehlédnuty a bylo by vhodné jejich karyotypy důkladněji vyšetřit.

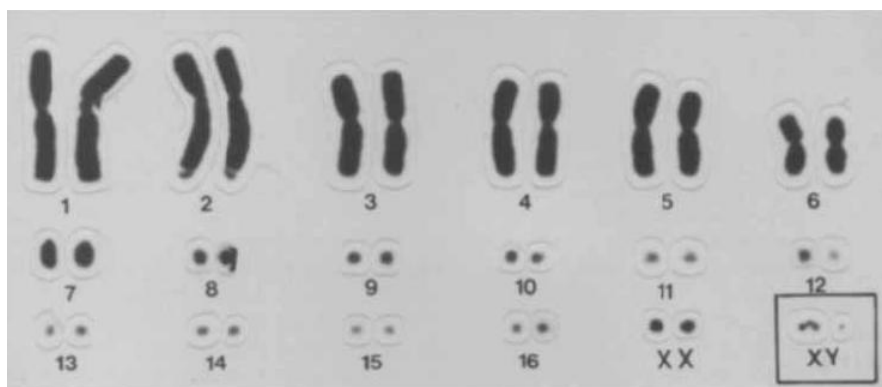
Podobně je tomu i u druhé skupiny původně označované jako Tropiduridae. Rod *Microlophus* je zcela konzervativní bez pohlavních chromozomů. Podobný je karyotyp druhu *Tropidurus hispidus*, avšak vykazuje přítomnost pohlavních chromozomů XX/XY, přičemž Y

je malý v důsledku degenerace. Někdy je přítomná sekundární konstriktce na druhém páru makrochromozomů. U druhu *Plica plica* je diploidní počet  $2n=40$  a v karyotypu je pouze 8 metacentrických chromozomů místo 12. Navíc je tam 8 akrocentrických makrochromozomů (Gorman, 1967). Počet mikrochromozomů je typicky 24. Jelikož počet ramének zůstal roven 48, nabízí se vysvětlení, že karyotyp byl odvozen ze standardního Robertsonovským štěpením 4 metacentrických chromozomů na 8 akrocentrických.

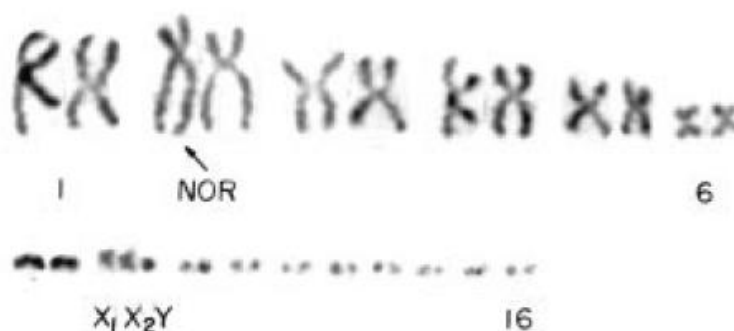
Klad vedoucí k liniím rodů **Phymaturus** a *Liolaemus* patří původně též do Tropiduridae. Druh sedící při bázi *Phymaturus palluma* se vyznačuje samičím diploidním počtem 36. Tento druh má sice jako první pár dva metacentrické makrochromozomy, ale zbylých 16 makrochromozomů je telocentrických a zbytek doplňuje 13 mikrochromozomů u samce, u samice je jich 14. Celkový počet ramének je tedy 37 (případně 38 u samice). Karyotyp je částečně podobný druhu *Polychrus marmoratus*, který má také jednoramenné makrochromozomy, ale jejich tvar je odlišný. Z fylogenetického hlediska jsou si tyto dva druhy vzdálené, proto se nejspíš jedná jen o konvergenci. Je tak unikátní v celé skupině leguánů a bez pečlivějšího cytogenetického vyšetření nelze odhadnout, jakými mechanismy došlo k přestavbě. Zároveň je charakterizován přítomností neopohlavních chromozomů  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$ , kde Y je velký metacentrický mikrochromozom a ostatní X mikrochromozomy jsou malé.

Rod **Liolaemus** je velká a diverzifikovaná monofyletická skupina, zastoupená 124 druhy, žijícími endemicky v Jižní Americe (Bertolotto et al., 1996). Ve své práci prezentují 53 druhů, s diploidním počtem pohybujícím se od 28 u *L. uspallatensis* (Aiassa et al., 2002) do 42 popsaného u *L. platei platei* (Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989). Při prozkoumání pravděpodobně původního karyotypu, např. *L. lutzae* (viz obr.12), je patrné, že počet 12 metacentrických makrochromozomů zůstal většinou zachován, jako je tomu i u ostatních leguánů. Polohou centromery odpovídají metacentrickým, ale druhý pár je submetacentrický se sekundární konstrikcí na dlouhém raménku. Někdy mohou být submetacentrické i zbylé makrochromozomy, jako je tomu u druhů *L. chiliensis*, *L. lemniscatus* a *L. platei* s jeho dvěma poddruhy, ale z hlediska toho, že na kladogramu jsou si poměrně vzdálené, lze usuzovat, že se jedná pouze o konvergentní stav znaku. Počet mikrochromozomů u rodu *Liolaemus* je obvykle nižší než v ancestrálním leguáním karyotypu, většinou se pohybuje mezi 20 a 22 a dá se tedy předpokládat, že tento karyotyp byl redukován centrickými fúzemi 7. a nebo 8. páru mikrochromozomů (Lamborot et al., 1979). Výjimkou jsou druhy *L. fitzingerii* a *L.*

*koslowskyi*, u nichž došlo zřejmě ke štěpení 1 páru mikrochromozomů a zvýšení diploidního počtu na 36 chromozomů. Pohlavní chromozomy u rodu *Liolaemus* jsou prakticky neznámé – byly popsány pouze u 6 druhů. *L. fucus*, *L. lutzae*, *L. occipitalis*, *L. ruibali*, *L. weigmanni* vlastní pohlavní chromozomy typu XX/XY mikrochromozomálního vzhledu. U druhu *L. audituvelatus* došlo ke vzniku neopohlavních chromozomů. Chromozom Y je morfologicky menší než X u obou typů určení.



**Obr. 12:** Karyotyp druhu *Liolaemus lutzae* s heteromorfním párem pohlavních chromozomů (12M+20m+XY). Makrochromozomy jsou metacentrické kromě druhého páru, který je submetacentrický a na dlouhém raménku se vyskytuje sekundární konstriktce se satelitem. Převzato z Gorman et al. (1967).



**Obr. 13:** Samčí karyotyp druhu *Liolaemus audituvelatus*, s popsanými neopohlavními chromozomy. Y-chromozom je viditelně menší než X<sub>1</sub>X<sub>2</sub>. Šipka ukazuje na sekundární konstriktci s NORem na druhém páru makrochromozomů. Převzato z Nunez et al. (2003).

U některých druhů, jako např. v kladogramu zmíněný *L. weigmanni* či *L. monticola*, se můžeme setkat s chromozomálními rasami. Lamborot et al. (1991, 1993) se tímto fenoménem zabývali právě u *L. monticola* obývajícím refugia v oblasti And v centrálním Chile.

Detekovali dvě rasy, které považují za alopatrické s přírodní říční bariérou. Tzv. „jižní rasu“ s diploidním počtem 34 (12M+22m), kterou reprezentuje *L. monticola* 1. Rasa je konzervativní ve tvaru, velikosti i počtu chromozomů. U „severní rasy“ se celkový počet chromozomů pohybuje mezi 38 a 40. Je variabilní nejen v počtu chromozomů, ale i v jejich morfologii. Původní metacentrický pár č. 4 se rozštěpil na 2 páry akrocentrických chromozomů a počet mikrochromozomů zvýšil o 2, což odpovídá karyotypu *L. monticola* 2 (2n=38). Poté následovalo štěpení v páru č. 3, které postihlo buď jen jeden chromozom z páru, jako v případě *L. monticola* 3 (2n=39), a nebo celý pár u *L. monticola* 4 (2n=40). Lamborot et al. (1993) předpokládali, že tato odlišná diverzifikace ras je právě způsobena alopatrií, kdy vodní řečiště působí jako přírodní bariéra proti vzájemnému přenosu mutací a umožňuje tak snazší trvalé zabudování přestaveb do karyotypu. Podobnou situaci popsal i Iturra et al. (1994) u druhu *L. fuscus*. U druhů *L. zapallarensis*, *L. nigromaculatus* a již zmíněného *L. platei platei* došlo pravděpodobně též k několikanásobnému štěpení makrochromozomů, což mělo za následek vysoký počet chromozomů v diploidní sadě. Naopak u rodu *L. uspallatensis* zůstal zachován původní počet a tvar makrochromozomů, ale došlo k fúzi mikrochromozomů a tím snížení diploidní sady na 2n=28.

## Závěr

Karyotyp sestavený z 12 makrochromozomů a 24 mikrochromozomů byl popsán napříč celou skupinou Iguania a u dalších čeledí šupinatých plazů, což vedlo k závěrům, že by se mohlo jednat o primitivní stav. Mnozí autoři se domnívají, že tento karyotyp je pro čeleď Iguanidae ancestrální. Vypracovaná analýza nemůže tuto hypotézu potvrdit, neboť není rozřešená bazální polytomie.

Leguáni jsou v karyotypu převážně konzervativní, velkou variabilitou oplývají druhově bohaté rody *Anolis*, *Sceloporus* a *Liolaemus*. Nejmenší popsáný karyotyp byl u druhu *Polychrus acutirostris* se samčím diploidním počtem chromozomů 19 (samice má 20) a největší popsáný karyotyp zastává druh *Anolis monticola* se 48 chromozomy. Makrochromozomy jsou nejčastěji metacentrické, případně submetacentrické, ale u odvozených karyotypů je častá přítomnost akrocentrických či telocentrických makrochromozomů. Bazálněji položení  $\alpha$ -anolisové mají ancestrální karyotyp (kromě *A. monticola* a *A. insolitus*). U odvozenější skupiny  $\alpha$ -anolisů převládá karyotyp se samčím diploidním počtem 29 chromozomů – poměr makro a mikrochromozomů je individuální vzhledem ke kladu.  $\beta$ -anolisové (dříve jako rod *Norops*) zastávají převážně karyotyp s diploidním počtem chromozomů 30, ale v posledním kladu mají velmi odvozený karyotyp s  $2n=40$ . Rod *Sceloporus* ve své historii zřejmě prodělal rychlou radiaci, a proto není možné jednoznačně popsat trend. V linii došlo jak k fúzím ( $2n=22$ ), tak ke štěpení chromozomů ( $2n=40$ ). Cytogeneticky významný je druh *S. grammicus*, u něhož bylo popsáno kaskádové štěpení a vznik chromozomálních ras. Rod *Liolaemus* je poměrně konzervativní. Diploidní počet chromozomů kolísá mezi 30 a 36, stabilní je počet a morfologie makrochromozomů. Mezi výjimky patří *L. monticola*, *L. zapallarensis*, *L. nigromaculatus*, *L. platei*. Tyto druhy prodělaly sérii štěpení, které daly vzniknout jednoramenným chromozomům a vyššímu diploidnímu počtu  $2n=40$  či 42.

Všechny detekované pohlavní chromozomy odpovídají heterogametickému samčímu pohlaví a jsou zastoupeny typem XX/XY nebo odvozenými nepohlavními chromozomy  $X_1X_2Y/X_1X_1X_2X_2$ . Nejvíce druhů s pohlavními chromozomy bylo popsáno rodů *Sceloporus* a *Anolis*. U druhu *Anolis evermanni* se vyskytl přechod z neopohlavních chromozomů zpět k typu XY/XX, ale vzhledem k jeho unikátnosti, by se tento jev měl podrobněji prozkoumat. K lepšímu pochopení evoluce pohlavních chromozomů je potřeba je podrobněji vyšetřit molekulárně-cytogenetickými metodami. Ačkoliv se na kladogramu zdá, že u některých druhů vznikly nově, je možné, že se jedná o homologický znak a došlo pouze k nezávislé diferenciaci z ancestrálních homomorfních pohlavních chromozomů.



## Reference

AIASSA, D.; GORLA, N.; AVILA, L.; MARTORI, R. (2002): Karyotype of *Liolaemus uspallatensis* Macola and Castro, 1982 (Reptilia: Squamata: Tropiduridae): The smallest chromosome number of the genus and its comparison with other congeneric species. *Amphibia Reptilia* 3: 353-358.

BERTOLOTTO, C.E.V; RODRIGUES, M.T.; SKUK, G.; YONENAGA-YASSUDA, Y. (1996): Comparative cytogenetics analysis with differential staining in three species of *Liolaemus* (Squamata, Tropiduridae). *Hereditas* 125: 257-264.

CAVAZOS, L.F. (1951): Spermatogenesis of the horned lizard *Phrynosoma cornutum*. *The American Naturalist* 85: 373-379.

CIOFI, C. ; SWINGLAND, I.R. ( 1997): Environmental sex determination in reptiles. *Applied Animal Behaviour Science* 51: 251-265

EZAZ, T.; SARRE, S.D.; O'MEALLY, D.; GRAVES, J.A.M.; GEORGES, A. (2009): Sex Chromosome Evolution in Lizards: Independent Origins and Rapid Transitions. *Cytogenetic and Genome Research* 127: 249-260.

FROST, D.R.; ETHERIDGE, R. (1989): A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication 81: 1-65.

GOLDBERG, S.R.; BURSEY, C.R. (1990): Winter Feeding in the Mountain Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi* (Iguanidae). *Journal of Herpetology* 24: 446-448.

\*GORMAN V GORMAN, G.C. (1973): The chromosomes of the Reptilia, cytotaxonomic interpretation. In: *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution* (Chiarelli, A.B. and Cappana, E., eds.). Academic Press, New York: 349-424.

GORMAN, G.C.; ATKINS, L. (1966): Chromosomal Heteromorphism in Some Male Lizards of the Genus *Anolis*. *The American Naturalist* 100: 579-583.

GORMAN, G.C.; ATKINS, L. (1967): The relationships of the *Anolis* of the roquet species group (Sauria: Iguanidae). II. Comparative chromosome cytology. *Systematic zoology* 16: 137-143.

GORMAN, G.C.; ATKINS, L. (1968): New Karyotypic Data for 16 Species of *Anolis* (Sauria: Iguanidae) from Cuba, Jamaica, and the Cayman Islands. *Herpetologica* 24: 13-21.

GORMAN, G.C.; ATKINS, L.; HOLZINGER, T. (1967): New karyotypic data on 15 genera of lizards in the family Iguanidae, with discussion of taxonomic and cytological implications. *Cytogenetics* 6: 286-299.

GORMAN, G.C.; BAPTISTA, L.; BURY, R.B. (1969): Chromosomes and sceloporine relationships, with special references to the horned lizards. *Mammalian Chromosomes Newsletter* 10: 6-11.

HALL, W.P. (1973): Comparative population cytogenetics, speciation, and evolution in the iguanid lizard genus *Sceloporus*. Massachusetts, 1973. 233 s. Dizertační práce. Harvard University Cambridge.

Hass, C.A.; Hedges, S.B. (1992): Karyotype of the Cuban Lizard *Cricosaura typica* and Its Implications for Xantusiid Phylogeny. *Copeia* 1992: 563-565.

OLMO, E.; SIGNORINO, G.G. Facoltà di Scienze Università Politecnica delle Marche : CHROMOREP: A Reptiles Chromosome Database [online]. 2011 [cit. 2011-08-11]. Iguanidae. Dostupné z WWW: <<http://ginux.univpm.it/scienze/chromorep/3.2.1.1.3%20Iguanidae.html>>.

ITURRA, P.; VELOSO, A.; ESPEJO, P.; NAVARRO, J. (1994): Karyotypic and meiotic evidence for a Robertsonian chromosome polymorphism in the lizard *Liolaemus fuscus* (Tropiduridae, Sauria). *Revista Brasileira de Genetica* 17: 171-174.

KASAHARA, S.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; RODRIGUES, N. T. (1987): Geographical karyotypic variations and chromosome banding patterns in *Tropidurus hispidus* (Sauria, Iguanidae) from Brazil. *Caryologia* 40: 43-57.

KRÁL, B. (1969): A karyotype study of the fringe-toed lizard *Uma inornata* Cope, 1895. *Zoologické listy* 18: 185-194.

LAMBOROT, M.; ALVAREZ SARRET, E. (1989): Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile. *Genome* 32: 393-403.

LAMBOROT, M. (1991): Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Topiduridae) separated by riverine barriers in the Andean range. *Copeia* 4: 1044-1059.

LAMBOROT, M.; ALVAREZ-SARRET, E. (1993): Karyotypic variation within and between populations of *Liolaemus monticola* (Topiduridae) separated by the Maipo river in the coastal range of central Chile. *Herpetologica* 49: 435-449.

LAMBOROT, M.; NAVARRO-SUAREZ, M. (1984): Karyotypes and Sex Determination in *Phymaturus palluma* Molina (Iguanidae). *Herpetologica* 40: 258-264.

LAMBOROT, M.; ESPINOZA, A.; ÁLVAREZ, A. (1979): Karyotypic variation characterization of three Chilean lizard of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Experientia* 35: 593-594.

LANGSTROTH, R.P. (2011): On the species identities of a complex *Liolaemus* fauna from the Altiplano and Atacama Desert: insights on *Liolaemus stolzmanni*, *L. reichei*, *L. jamesi pachecoi*, and *L. poconchilensis* (Squamata: Liolaemidae). *Zootaxa* 2809: 20-32.

LEACHÉ, A.D.; SITES, J.W. (2009): Chromosome evolution and diversification in North American spiny lizards (Genus *Sceloporus*). *Cytogenetic and Genome Research* 127: 166-181.

LEVAN, A.; FREDGA, K.; SANDBERG, A.A. (1964): Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.

MACEY, J.R.; LARSON, A.; ANANJEVA, N.B.; PAPENFUSS, T.J. (1997): Evolutionary shifts in three major structural features of the mitochondrial genome among iguanian lizards. *Journal of Molecular Evolution* 44: 660-674.

MADDISON, W.P.; MADDISON, D.R. (2008): Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. [2.01]. Dostupné z WWW: <<http://mesquiteproject.org>>.

NEWBOLD, T.A.S.; MACMAHON, J.A. (2009): Spatial and seasonal dietary patterns of the desert horned lizard (*Phrynosoma platyrhinos*): harvester ant specialist or generalist ant feeder? *Canadian Journal of Zoology* 87: 112-123.

NICHOLSON, K.E.; GLOR, R.E.; KOLBE, J.J.; LARSON, A.; HEDGES, S.B.; LOSOS, J.B. (2005): Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography* 32: 929-938.

NUNEZ, H.; NAVARRO, J.; GARIN, C.; PINCHEIRA-DONOSO, D.; MERIGGIO, V. (2003): *Phrynosaura manueli* y *Phrynosaura torresi*, nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile (Squamata: Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 52: 67-88.

OKAJIMA, Y.; KUMAZAWA, Y. (2009): Mitogenomic perspectives into iguanid phylogeny and biogeography: Gondwanan vicariance for the origin of Madagascan oplurines. *Gene* 441: 28-35.

OLMO, E. (2008): Trends in the evolution of reptilian chromosomes. *Integrative and Comparative Biology* 48: 486-493.

PAINTER, T.S. (1921): Studies in reptilian spermatogenesis. I. The spermatogenesis of lizards. *Journal of Experimental Zoology* 34: 281-327.

PAULL, D.; WILLIAMS, E.E.; HALL, W.P. (1976): Lizard karyotypes from the Galapagos islands: Chromosomes in phylogeny and evolution. *Breviora* 441: 1-31.

PECCININI, D.; FROTA-PESSOA, O.; FERRARI, I. (1970): Sex determination of the "Pseudo-XO/XX" type in the brazilian lizards *Polychrus* sp. (Sauria, Iguanidae). *Caryologia* 24:129-139.

PENNOCK, L.A.; TINKLE, D.W.; SHAW, M.W. (1969): Minute Y chromosome in the lizard genus *Uta* (family Iguanidae). *Cytogenetics* 8: 9-19.

PINNA-SENN, E.; DI TADA, I.E.; LISANTI, J.A. (1987): Polymorphism of the microchromosomes and the nucleolar organizer region in *Pristidactylus achalensis* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 43: 120-127.

POKORNÁ, M.; KRATOCHVÍL, L. (2008): Phylogeny of sex-determining mechanism in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap? *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 168-183.

PORTER, C.A.; CROMBIE, R.I.; BAKER, R.J. (1989): Karyotypes of five species of Cuban lizards. Occasional Paper the Museum Texas Tech University 130: 1-7.

PORTER, C.A.; HAIDUK, M.W.; QUEIROZ, K. (1994): Evolution and Phylogenetic Significance of Ribosomal Gene Location in Chromosomes of Squamate Reptiles. *Copeia* 1994: 302-313.

POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E.; CRUMP, M.L.; SAVITZKY, A.H.; WELLS, K.D. (2004): *Herpetology*. Third Edition. Pearson Education. London. 736s.

SARRE, S.D.; EZAZ, T.; GEORGES, A. (2011): Transitions Between Sex-Determining Systems in Reptiles and Amphibians. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 12, [online].[cit. 2011-08-18]. Dostupný z WWW: <<http://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev-genom-082410-101518>>.

SCHULTE, J.A.; CARTWRIGHT, E.M. (2009): Phylogenetic relationships among Iguanian lizards using alternative partitioning methods and TSHZ1: A new phylogenetic marker for reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 391-396.

SCHULTE, J.A.; MORENO-ROARK, F. (2010): Live birth among Iguanian lizards predates Pliocene - Pleistocene glaciations. *Biology Letters* 6: 216-218.

SCHULTE, J.A.; MACEY, J.R.; LARSON, A.; PAPENFUSS, T. (1998): Molecular tests of phylogenetic taxonomies: A general procedure and example using four subfamilies of the lizard family Iguanidae. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 10: 367-376.

SCHULTE, J.A.; VALLADARES, J.P.; LARSON, A. (2003): Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* 59: 399-419.

WEBSTER, T.P.; HALL, W.P.; WILLIAMS, E.E. (1972): Fission in the evolution of lizard karyotype. *Science* 177: 611-613.

WIENS, J.J.; HOLLINGSWORTH, B.D. (2000): War of the Igaunas: Conflicting molecular and morphological phylogenies and long-branch attraction in iguanid lizards. *Systematic Biology* 49: 143-159.

WIENS, J.J.; REEDER, T.W. (1997): Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* 11: 1-101.

WIKELSKI, M.; WEDGE, P.H. (2000): Niche expansion, body size, and survival in Galapagos marine iguanas. *Oecologia* 124: 107-115.

\*přejaté citace jsou označeny hvězdičkou